

Evolución de las aves marinas del extremo sur de América del Sur y Antártida

Carolina ACOSTA HOSPITALECHE

División Paleontología Vertebrados. Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina. CONICET. acostacaro@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract: Evolution of seabirds of Southern South America and Antarctica. Seabirds have a fossil record in Southern South America and Antarctica complete enough to recognize three key moments in the evolution of these groups. The emergence of Neornithes in the Cretaceous, the diversification of Aequornithes in the Eocene, and finally an important faunal replacement along with the establishment of Neogene assemblages constituted by modern birds.

Keywords: Cretaceous, Eocene, Miocene, Neornithes, Aequornithes, Southern Hemisphere.

Resumen: Las aves marinas poseen un registro fósil lo suficientemente completo en el Sur de América del Sur y Antártida como para reconocer tres momentos fundamentales en la evolución de estos grupos. La aparición de las Neornithes en el Cretácico, la diversificación de las Aequornithes en el Eoceno, y finalmente un importante reemplazo faunístico junto con el establecimiento de asociaciones neógenas constituidas por aves más modernas.

Palabras clave: Cretácico, Eoceno, Mioceno, Neornithes, Aequornithes, Hemisferio Sur.

INTRODUCCIÓN

Si bien no existe una definición unificada que permita delimitar claramente el grupo de las “aves marinas”, suele considerarse dentro de este grupo a aquellas que desarrollan su vida tanto en un ambiente marino, al mismo tiempo que en tierra o aire. Por tanto, su fisiología y sus adaptaciones morfológicas, les permiten ir de un medio al otro varias veces al día. En un sentido estricto, las aves marinas se alimentan en los mares, quedando así excluidos los grupos que lo hacen en las costas (Schreiber & Burger, 2001).

Algunos de estos grupos de aves marinas se encuentran vastamente representados en el registro fósil, lo cual no es casual. El esqueleto de las aves, en general, presenta una baja resistencia a los procesos destructivos y por ende, su registro fósil es relativamente pobre en comparación con el de otros grupos de vertebrados. Esto provoca que el registro se encuentre representado por restos generalmente aislados y poco numerosos. No obstante, las adaptaciones locomotoras que algunos grupos desarrollan, tanto a la carrera como al buceo, resultan en elementos más densos y resistentes. Además, el establecimiento de colonias reproductivas incrementa de manera relevante el aporte de material óseo en un área común.

En la presente, se discutirán brevemente los principales hitos en el registro de las aves marinas vinculados con su paleoecología, paleobiogeografía y evolución, analizando en conjunto los restos del cono sur de América del Sur y Antártida. No se pretende, por el contrario, brindar un detalle de los registros para cada grupo, que puede ser consultado en otras publicaciones.

Tres momentos en la historia de las aves marinas de América del Sur y Antártida serán abordados: 1, Los primeros registros de Neornithes; 2, La aparición y diversificación de las Aequornithes; y 3, El establecimiento de las asociaciones de aves afines a las especies actuales.

Abreviaturas institucionales. IAA: Instituto Antártico Argentino, MEF-PV: Museo Paleontológico Egidio Feruglio (Trelew), MLP: (Museo de La Plata, Argentina),

MUSM: Museo de Historia Natural Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú; SGO-PV: Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

INDUDABLES NEORNITHES MARINAS EN EL CRETÁCICO

Las Neornithes o “Aves modernas” se distinguen de los demás grupos por poseer una serie de caracteres derivados entre los que se incluye la pérdida de dientes y el desarrollo de un foramen neumático que provee espacio para la expansión de los sacos aéreos dentro del húmero. A pesar de que su registro no es muy abundante durante el Cretácico, se conocen restos procedentes de Chile y Antártida (Fig. 1) que avalan su presencia temprana en estas latitudes.

El primer resto dado a conocer corresponde a *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, 1929, un tarsometatarso de la Formación Quiriquina, Provincia de Concepción (Chile). Durante años fue considerado un registro dudoso, debido a la supuesta anomalía geográfica, ya que desde el Eoceno (y en la actualidad), los Gaviidae se conocen únicamente en el Hemisferio Norte. Revisiones posteriores confirmaron su asignación sistemática (Olson, 1992), fortalecida por el hallazgo de nuevos restos asignados a *Polarornis gregorii* (Chatterjee 2002) en la Formación López de Bertodano, Antártida (Acosta Hospitaleche & Gelfo, 2015). Recientemente, y motivado por nuevos descubrimientos en el Cretácico y Eoceno (Figs. 1-2) de Antártida, y ante los cuestionamientos acerca de su posición sistemática, se realizó un nuevo análisis filogenético que permitió reconocer a *Polarornis* como un Gaviiformes (Acosta Hospitaleche & Gelfo, 2015).

Los Charadriiformes constituyen el segundo orden con un registro temprano en Antártida, aunque representados por una menor cantidad de materiales. Restos aislados asignados a un grupo basal dentro del orden fueron reportados para el Maastrichtiano temprano de la Isla Vega (Case & Tambussi, 1999). Posteriormente, y en el marco de una tesis doctoral, un esqueleto parcial, probablemente pertenecientes a un nuevo taxón fue cuidadosamente analizado (Cordes, 2001).

Finalmente, vale la pena aclarar que aún cuando Tambussi & Degrange (2013) mencionaran que al menos uno de los restos del Cretácico superior de Antártida, asignados a un ave cursorial por Case *et al.* (2006), pertenecería a un Sphenisciformes, no se conocen pingüinos de esta antigüedad. Los primeros Sphenisciformes fósiles corresponden al Paleoceno (Tambussi *et al.*, 2005; Slack *et al.*, 2006). El registro avifaunístico cretácico queda restringido entonces a los Gaviiformes y Charadriiformes entre las aves marinas.

PRIMER GRAN DIVERSIFICACIÓN Y EXPANSIÓN DE AEQUORNITHES

Este clado, que incluye a los Gaviiformes, Sphenisciformes, Procellariiformes, Ciconiiformes y parte de los Pelecaniformes, fue reconocido en diversas propuestas filogenéticas (Mayr, 2014) y se encuentra basado en datos moleculares (McCormack *et al.*, 2013) y morfológicos (Livezey & Zusi, 2007).

La aparición de los Gaviiformes marca el inicio de la historia de las Aequornithes en América del Sur y Antártida. Este grupo se encuentra representado por dos especies en el Cretácico (*Neogaenornis wetzelli* en Chile y *Polarornis gregorii* en Antártida), pero posteriormente se diversifica (Fig. 2) y otras especies aún no nominadas se registran hacia el Eoceno (Acosta Hospitaleche & Gelfo, 2015).

Desde el Eoceno, los Gaviiformes habrían convivido en las costas australes con los Sphenisciformes, grupo dominante de estas asociaciones marinas, registrados en la Antártida desde el Paleoceno. La especie más antigua corresponde a *Crossvallia unienwillia* Tambussi, Reguero, Marensi y Santillana, 2005, un pingüino de gran

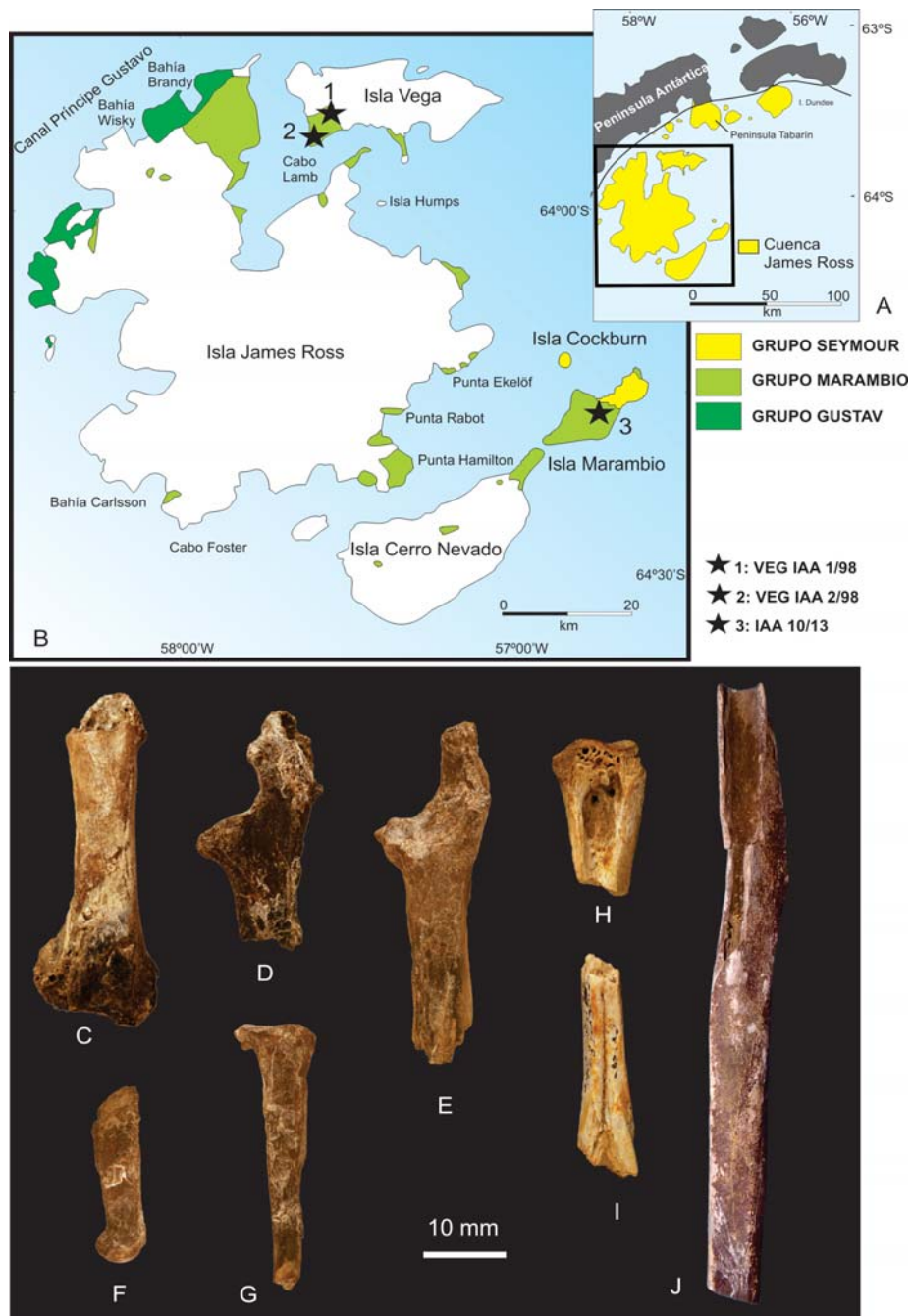


Fig. 1. Registros de Neornithes Cretácicos. A. Mapa general de ubicación de las localidades antárticas, modificado de Montes *et al.*, 2013. B. Localidades con Gaviiformes cretácicos. Entre paréntesis se menciona a continuación la localidad de donde proviene cada resto. C-G. MLP 96-I-6-2 Esqueleto parcial de *Polarornis* (IAA 10/13): C. fémur izquierdo, D-E. tibiotarsos, F. falange pedal, G. fibula derecha. H-J. MLP 98-I-10-47 tarsometatarso derecho de Gaviiformes (VEG IAA 2/98). J. MLP 98-I-10-59 diáfisis de tibiotarso izquierdo de Gaviiformes (VEG IAA 1/98).

talla, cuyos restos provienen de la Formación Cross Valley. *Crossvallia* (Fig 3), posee caracteres muy similares a los pingüinos más modernos en cuanto a su morfología general (Acosta Hospitaleche *et al.*, en prensa), a diferencia de *Waimanu manningi* Jones, Ando & Fordyce, 2006 y *W. tuatahi* Ando, Jones & Fordyce, 2006 del Paleoceno de Nueva Zelanda que presentan una morfología más primitiva (Slack *et al.*, 2006).

En el Eoceno los pingüinos experimentaron una asombrosa expansión. Se reportaron unos cuantos registros para Argentina, Chile y Perú, y en la Antártida se conoce un registro abundante e ininterrumpido desde el Paleoceno hasta el Oligoceno inferior (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2013).

Entre las especies antárticas, *Palaeudyptes* (Fig. 3), parece haber sido un taxón clave en la evolución del grupo. Se encuentra ampliamente extendido en Antártida, desde el Ypresiano inferior al Rupeliano inferior a través de dos especies muy similares (Jadwiszczak & Acosta Hospitaleche, 2013; Acosta Hospitaleche & Reguero, 2014), que cubren un amplio rango de tamaño, y alcanzan las mayores tallas para los pingüinos (Acosta Hospitaleche, 2014). Su biocrón se entiende durante casi 13 millones de años, durante los cuales habría coexistido con una gran cantidad de pingüinos de diferentes tamaños, en su mayoría piscívoros, además de representantes de otros grupos como los albatros, petreles y pelagornítidos, entre otros. Atestigua la gran expansión que alcanzó el grupo durante el Eoceno, habiendo sido descripto también para el Eoceno Medio de Chile (Sallaberry *et al.* 2010), y Argentina (Acosta Hospitaleche & Olivero, en prensa).

Se estima que la Apertura del pasaje del Drake y el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica habrían condicionado la historia evolutiva del grupo. Sin embargo, la primer gran divergencia que experimentaron los Sphenisciformes, parece haber tenido lugar en mares aún templados bajo los efectos de la corriente Weddelliana, que brindaría una ruta de dispersión hacia el norte, a lo largo del margen pacífico (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2013).

Una vez alcanzadas las costas sudamericanas durante el Eoceno y probablemente habiéndose establecido amplias colonias reproductivas, un grupo de pingüinos se habría establecido en Perú, donde una nueva diversificación tendría lugar. Las estrechas afinidades propuestas entre *Paleudyptes* e *Inkayacu paracacensis* Clarke, Ksepka, Salas-Gismondi, Altamirano, Shawkey, D'Alba, Vinther, DeVries & Baby, 2010 del Eoceno de Perú (Clarke *et al.*, 2010) avalan esta idea (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2013).

Si bien en la actualidad los albatros y petreles se encuentran ampliamente distribuidos en las costas de América del Sur, su registro para estas áreas es mucho más pobre que lo esperable. En el Eoceno inferior de Antártida ubicamos a los albatros más antiguos de todo el mundo (Acosta Hospitaleche *et al.*, 2015), seguido por un registro dudoso en el Sur de Chile para el Eoceno medio (Sallaberry *et al.*, 2010). La cantidad de restos recuperados en Antártida permite suponer que habrían estado bien representados, a través de más de una especie.

Finalmente, los Pelagornithidae (Livezey & Zusi, 2007) (Fig. 2) se conocen en el Eoceno de Antártida a través de dos morfotipos distintos (Cenizo *et al.*, 2016), y vuelven a encontrarse en el Mioceno de América del Sur (Mayr & Rubilar Rogers, 2010). Si bien habrían estado bien diversificados en Antártida, la fuerte competencia con los Sphenisciformes pudo haber sido una de las causas de su declinación.

ASOCIACIONES FAUNÍSTICAS CON FUERTES VINCULACIONES CON LA FAUNA ACTUAL

Las especies que constituyen las asociaciones desde el Mioceno a la actualidad poseen estrechas afinidades con los taxones modernos. Si bien aparecen algunos

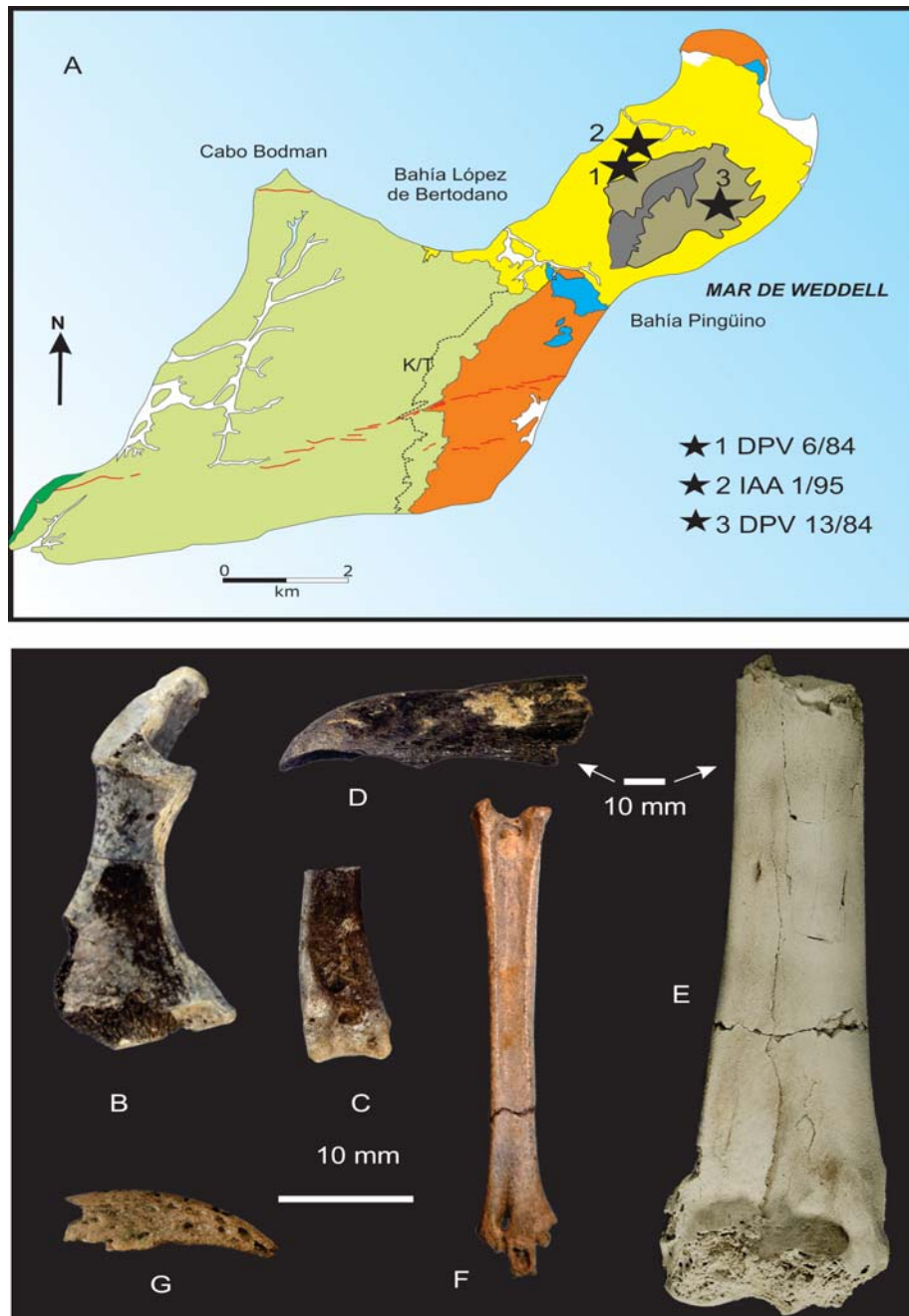


Fig. 2. Aequornithes del Eoceno de Isla Seymour. A. Localidades de donde provienen los restos figurados (ver ubicación general en Fig. 1, modificado de Montes *et al.*, 2013, y detalle geológico en Fig. 3). Entre paréntesis se menciona a continuación la localidad de donde proviene cada resto. B. coracoides de Gaviiformes. C. tibiotarso de Gaviiformes. D. MLP 08-XI-30-42 rostro de Pelagornithidae (DPV 13/84). E. MLP 12-I-20-4 húmero derecho de Pelagornithidae (IAA 1/95). F. MLP 88-I-1-5 tarsometatarso de Diomedidae (DPV 6/84). G. MLP 88-I-1-6 extremo distal de rostro de Diomedidae (DPV 6/84).

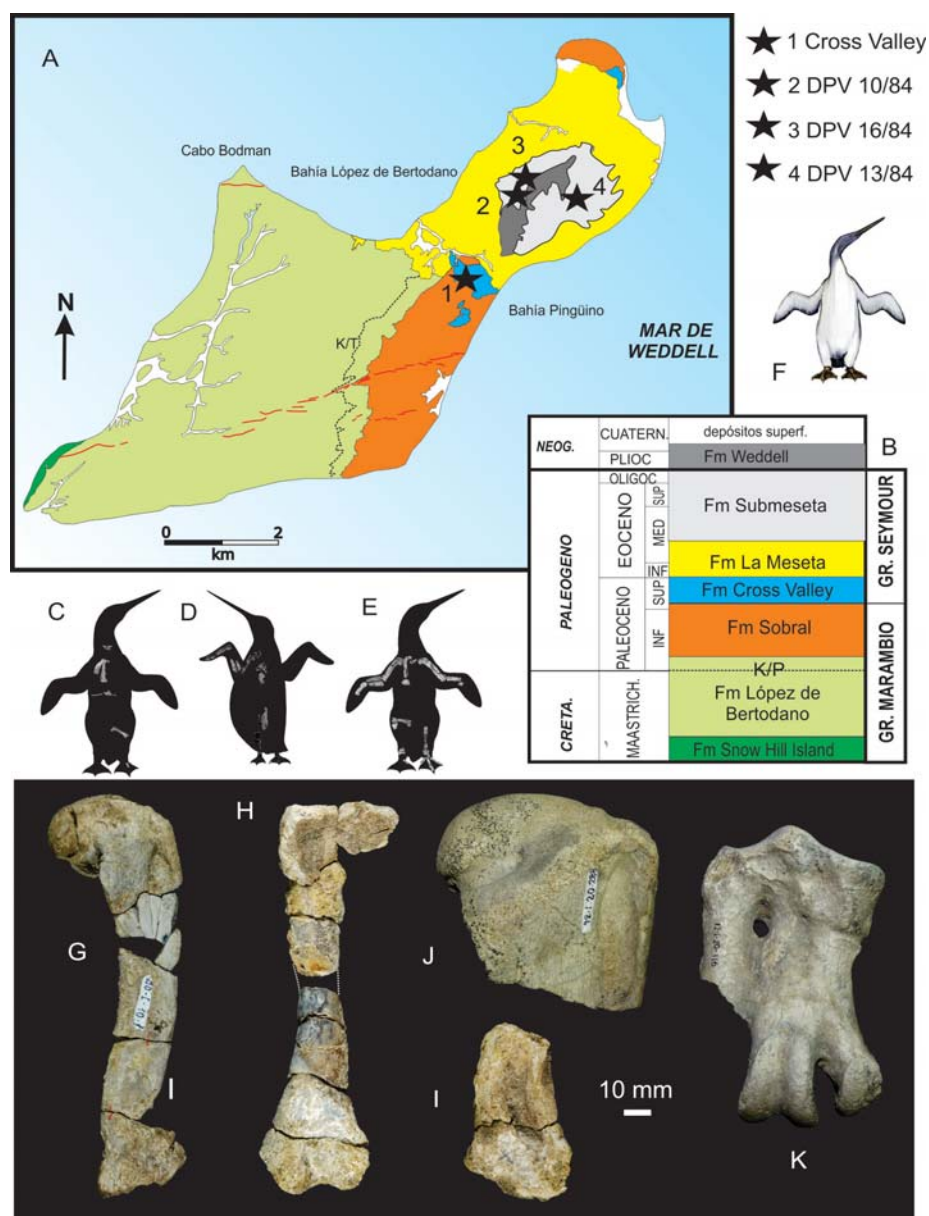


Fig. 3. Sphenisciformes del Paleogeno de Antártida. A. Mapa de la isla Seymour (ver ubicación general en Fig. 1, modificado de Montes *et al.*, 2013) señalando las localidades de procedencia de los materiales ilustrados. B. Unidades estratigráficas representadas en el mapa. Entre paréntesis se menciona a continuación la localidad de donde proviene cada resto. C. MLP 12-I-20-289 *Palaeudyptes klekowskii* (DPV 10/84). D. MLP 96-I-16-13 *P. gunnari* (DPV 16/84). E. MLP 11-II-20-07 *P. klekowskii* (DPV 13/84). F-I. *Crossvallia unienwillia* (Cross Valley): F. Reconstrucción, G. húmero izquierdo, H. fémur derecho, I. tibiotarso derecho. J. MLP 12-I-20-288 *P. klekowskii* (DPV 13/84) húmero izquierdo. K. MLP-12 I-20-116 *P. klekowskii* tarsometatarso derecho (DPV 13/84).

elementos comunes en las asociaciones entre las costas pacífica y atlántica de América del Sur, muchos grupos de aves como los Sulidae y Pelagornithidae se ven restringidos al Mio-Plioceno de Chile y Perú. Por el contrario, en la Patagonia argentina, los Sphenisciformes (Fig. 4) constituyen el grupo dominante y casi exclusivo (e.g Acosta Hospitaleche *et al.*, 2007, 2008). Son notablemente escasos los registros de aves marinas de otros órdenes, conociéndose solo restos aislados de Procellariiformes del Mioceno medio de la Formación Puerto Madryn (Olson, 1984) y del Mioceno inferior de la Formación San Julián (Agnolin, 2007).

No obstante, las asociaciones de pingüinos del Mioceno inferior y medio (Fig. 4), son relativamente ricas en cuanto a su composición taxonómica si se las compara con las colonias actuales. En el Mioceno, las colonias estuvieron formadas por un número más elevado de especies, y en muchos casos por más de un género (Stucchi, 2002; Acosta Hospitaleche, 2006).

Como en el Eoceno, nos encontramos con asociaciones de pingüinos constituidas por varias taxones con extensos biocrones en comparación con otros grupos de aves (Acosta Hospitaleche, 2006). Esto se encuentra, sin lugar a dudas, relacionado con una morfología conservadora, característica señalada en otras oportunidades para las aves marinas en general y los pingüinos en particular.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El registro cretácico de Gaviiformes resulta sorpresivo no solo por la temprana aparición de las Neornithes, sino porque se trata de un grupo que desde el Eoceno hasta la actualidad posee una distribución restringida al Hemisferio Norte. Habrían coexistido en Antártida y América del Sur con una gran diversidad de pingüinos, Procellariiformes y Pelagornithidae de gran tamaño.

La exitosa expansión de las colonias de pingüinos habría ocasionado una fuerte competencia con estos grupos, causando la declinación de los Pelagornithidae y la extirpación de los Gaviiformes.

El registro fósil y las recientes propuestas filogenéticas sugieren que hacia el Eoceno medio, un set de pingüinos antárticos se habría dispersado hacia el norte, alcanzando las costas de Argentina y Chile. Aunque más pobres en cuanto al número de especies, estas colonias habrían sido similares a las antárticas en cuanto a su composición.

Migrando hacia el norte, habrían encontrado en Perú un área propicia para su establecimiento y una nueva diversificación. Aunque esto es aún especulativo, las afinidades entre las especies del Eoceno de Perú y de Antártida sustentan estas propuestas.

Si bien es notorio el reemplazo de especies que se produce hacia el Mio-Plioceno, no hay evidencias que señalen los vínculos con las especies que se conocían para el Eoceno. Lo que sí es claro, es que estas nuevas asociaciones son mucho más afines con la fauna actual; en muchos casos se trata de especies pertenecientes a géneros modernos. Es el caso de *Pygoscelis* que se registra ampliamente en el Neógeno de la costa pacífica, o de *Spheniscus*, que se extiende desde la Antártida (Jadwiszczak *et al.*, 2013a) hasta las costas de Perú, Chile y Argentina (Acosta Hospitaleche, 2012), representado por numerosas especies fósiles.

Si bien esta información resulta fragmentaria y es necesario sumar nuevas pruebas que soporten estas u otras nuevas ideas, a modo de síntesis puede afirmarse que el registro fósil es consistente con la identificación de estos eventos: 1, la presencia de Neornithes marinas en el Cretácico; 2, la radiación de Aequornithes; y 3, el establecimiento de asociaciones de aves afines a las actuales.

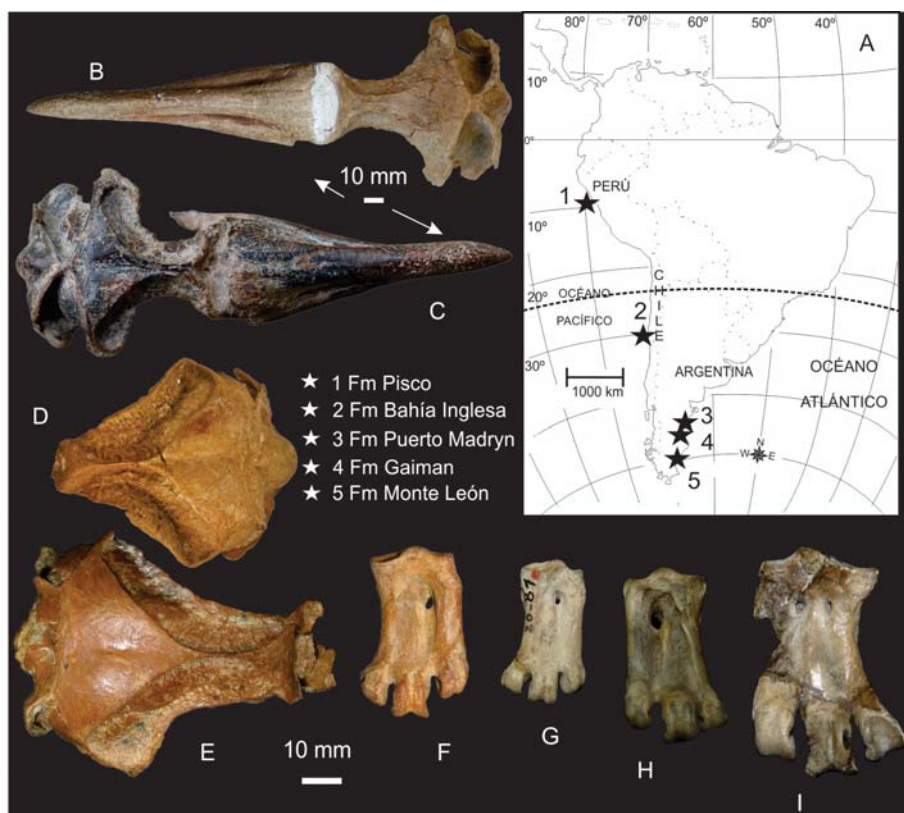


Fig. 4. Sphenisciformes del Neogeno de América del Sur. A. Localidades de donde provienen los materiales ilustrados. Entre paréntesis se menciona a continuación la localidad de donde proviene cada resto. B. MUSM 175 cráneo *Spheniscus megaramphus* (Fm Pisco). C. MUSM 269 cráneo *S. urbinai* (Fm Pisco). D. SGO.PV 790 cráneo *Pygoscelis calderensis* (Fm Bahía Inglesa). E-F. MEF-PV 100 cráneo y tarsometatarso respectivamente *Madrynornis mirandus* (Fm Puerto Madryn). G. MLP 20-81 tarsometatarso *Palaeospheniscus bergi* (Fm Gaiman). H. MLP 20-241 tarsometatarso *P. patagonicus* (Fm Gaiman). I. MLP 20-6 tarsometatarso *Paraptenodytes antarctica* (Fm Monte León).

AGRADECIMIENTOS

Al Comité organizador de las XXX JAPV por invitarme a participar de este volumen especial. A la Universidad Nacional de La Plata, el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por su constante apoyo.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta Hospitaleche, C. 2006. Taxonomic longevity in penguins (Aves, Spheniscidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abteilung* 241 (3): 383-403.
- Acosta Hospitaleche, C. 2012. A new Patagonian penguin skull: taxonomic value of cranial characters. *Ameghiniana* 48: 605-620.
- Acosta Hospitaleche, C. 2014. New penguin giant bones from Antarctica: systematic and paleobiological significance. *Comptes Rendus Palevol* 13: 555-560.
- Acosta Hospitaleche C., L. Castro, C. Tambussi. & R. Scasso. 2008. *Palaeospheniscus patagonicus*

- (Aves, Spheniscidae): new discoveries from the Early Miocene of Argentina. *Journal of Palaeontology* 82: 565-575.
- Acosta Hospitaleche, C., C. Tambussi, M. Donato & M. Cozzuol. 2007. A new Miocene penguin from Patagonia and its phylogenetic relationships. *Acta Paleontologica Polonica* 52: 299-314.
- Acosta Hospitaleche, C. & J. Gelfo. 2015. New Antarctic finding of Upper Cretaceous and early Eocene Gaviiformes. *Annales de Paleontologie* 101: 315-324.
- Acosta Hospitaleche, C., L. Pérez, S. Marensi & M. Reguero. en prensa. Taphonomic analysis of *Crossvallia unienwillia* Tambussi *et al.* 2005: significance of the oldest penguin record of Antarctica. *Ameghiniana*.
- Acosta Hospitaleche, C. & E. Olivero. en prensa. Re-evaluation of the fossil penguin *Palaeudyptes gunnari* from the Eocene Leticia Formation, Argentina: additional material, systematics and palaeobiology. *Alcheringa*.
- Acosta Hospitaleche, C. & M. Reguero. 2014. *Palaeudyptes klekowskii*, the most complete penguin skeleton found in the Eocene of Antarctica: taxonomic remarks. *Geobios* 47: 77-85.
- Acosta Hospitaleche, C., M. Reguero & A. Scarano. 2013. Main pathways in the evolution of Antarctic fossil penguins. *Journal of South American Earth Sciences* 43: 101-111.
- Agnolin, F. 2007. *Argyrodyptes microtarsus* Ameghino, 1905: un petrel (procellariiformes) del Eoceno-Oligoceno de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 43: 207-213.
- Case, J., M. Reguero, J. Martin & A. Cordes-Person. 2006. A cursorial bird from the Maastrichtian of Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 48A.
- Case, J. & C. Tambussi. 1999. Maastrichtian record of neornithine birds in Antarctica: comments on a Late Cretaceous radiation of modern birds. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 37A.
- Cenizo, M., C. Acosta Hospitaleche & M. Reguero. 2016. Diversity of pseudo-toothed birds (Pelagornithidae) from the Eocene of Antarctica. *Journal of Palaeontology* doi: 10.1017/jpa.2015.48.
- Chatterjee, S. 2002. The morphology and systematics of *Polarornis*, a Cretaceous loon (Aves: Gaviidae) from Antarctica. En: Z. Zhou & F. Zhang (eds.), The Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, pp. 125-155.
- Clarke J., D. Ksepka, R. Salas-Gismondi, A. Altamirano, M. Shawkey, L. D'Alba, J. Vinther, T. DeVries & P. Baby. 2010. Fossil evidence for evolution of the shape and color of penguin feathers. *Science* 330: 954-957.
- Cordes, A. 2001. *A basal charadriiform bird from the Early Maastrichtian of Cape Lamb, Vega Island, Antarctic Peninsula*. M.S. thesis, South Dakota School of Mines and Technology, Rapid City, South Dakota, 71 pp.
- Jadwiszczak, P. & C. Acosta Hospitaleche. 2013a. Distinguishing between two Antarctic species of Eocene *Palaeudyptes* penguins: a statistical approach using tarsometatarsi. *Polish Polar Research*, 34: 237-252.
- Jadwiszczak, P., C. Acosta Hospitaleche & M. Reguero. 2013a. A revision of the only Palaeocene penguin from Antarctica with remarks on early evolution of Sphenisciformes. *Ameghiniana* 50: 545-553.
- Jadwiszczak, P., K. Krajewski, Z. Pushina, A. Tatur, A. & G. Zielinski. 2013b. The first record of fossil penguins from East Antarctica. *Antarctic Science* 25: 397-408.
- Livezey, B. & R. Zusi. 2007. Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149:1-95.
- Mayr, G. 2014. The origins of crown group birds: molecules and fossils. *Palaeontology* 57: 231-42.
- Mayr, G. & D. Rubilar-Rogers. 2010. Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1313-1330.
- McCormack, J., M. Harvey, B. Faircloth, N. Crawford, T. Glenn, & R. Brumfield. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. *PLoS ONE*, 8, e54848.
- Montes, M., F. Nozal, S. Santillana, S. Marensi & E. Olivero. 2013. Mapa Geológico de Isla Marambio (Seymour), Antártida; escala 1:20.000. 1ª edición. Serie Cartográfica.

- Olson, S. 1984. Evidence of a large albatross in the Miocene of Argentina (Aves: Diomedidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 97:741-743.
- Olson, S., 1992. *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 122-124.
- Sallaberry, M., R. Yury-Yañez, R. Otero, S. Soto-Acuña & T. Torres. 2010. Eocene birds from the western margin of southernmost South America. *Journal of Paleontology* 84: 1061-1070.
- Schreiber, E. & J. Burger. 2001. *Biology of Marine Birds*. CRC Press, 740 p. CRC Marine Biology Series.
- Slack, K., C. Jones, T. Ando, G. Harrison, R. Fordyce, U. Arnason & D. Penny. 2006. Early penguin fossils, plus mitochondrial genomes, calibrate avian evolution. *Molecular Biology and Evolution* 23: 1144-155.
- Stucchi, M. 2002. Una nueva especie de *Spheniscus* (Aves, Spheniscidae) de la Formación Pisco, Perú. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú* 94: 17-24.
- Tambussi C., M. Reguero, S. Marensi & S. Santillana. 2005. *Crossvallia unienwillia*, a new Spheniscidae (Sphenisciformes, Aves) from the Late Paleocene of Antarctica. *Geobios* 38: 667-675
- Tambussi C. & F. Degrange. 2013. *South American and Antarctic continental Cenozoic birds. Paleobiogeographic affinities and disparities*. Springer, Dordrecht. 114 pp.